

УДК 612.821+612.85+612.76

ПОСТУРАЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ В ОЖИДАНИИ СЛУХОВОЙ ИНФОРМАЦИИ О ДВИЖЕНИИ

© 2019 г. О. П. Тимофеева¹, А. П. Гвоздева¹, Е. В. Боброва², И. Г. Андреева^{1,*}

¹ ФГБУН Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

² ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия
*e-mail: ig-andreeva@mail.ru

Поступила в редакцию 14.06.2019 г.

После доработки 11.08.2019 г.

Принята к публикации 21.08.2019 г.

Ключевые слова: ориентация в пространстве, межсенсорное взаимодействие, регуляция позы, движение звукового образа

DOI: 10.1134/S0044452919060081

Успешное взаимодействие с внешней средой предполагает способность организма реагировать как на непредвиденные, так и на ожидаемые события. Информацию о том или ином событии внешней среды организм обычно получает через дистантные органы чувств, причем у большинства млекопитающих и человека слух мониторирует все окружающее пространство, тогда как зрение позволяет получить информацию только из переднего полупространства. При ожидании внешнего сигнала обычно срабатывает одна из форм позного контроля — преднастройка позы, т.е. изменение положения тела, предшествующее произвольному движению. Перестройка позы перед движением была впервые выявлена при подъеме руки стоящего человека [1], и с тех пор интенсивно исследуется. При подготовке тела к шаганию позная преднастройка представляет собой последовательность мышечных активаций, которые создают силы реакции опоры для смещения центра давления (ЦД) назад и в сторону ноги, которая будет осуществлять перенос, производя силы, необходимые для движения тела вперед и к опорной ноге [2]. Феномен позной преднастройки указывает на то, что регуляция позы основана не только на использовании рефлекторных механизмов, но включает в себя прогнозирование ЦНС взаимодействия позы и произвольного движения на основании внутренней модели тела [3, 4]. В данном исследовании была выполнена проверка гипотезы о том, что вертикальная поза человека при ожидании слуховой информации о движении может изменяться.

В экспериментах принимали участие 9 человек с нормальным слухом без диагностированных двигательных нарушений в возрасте от 25 до 53 лет (5 женщин, 4 мужчин). При исследовании в анэхоид-

ной звукозаглушенной камере объемом 62.5 м³ испытуемые находились на стабилометрической платформе Стабилан-01 и пассивно прослушивали звуковые образы с динамикой Klipsch R-3800-C, который располагался на расстоянии 2 м и высоте 1.6 м. Испытуемые стояли в стандартной вертикальной позе (пятки вместе, носки врозь, руки опущены вниз вдоль тела) с закрытыми глазами. Время ожидания звуковой стимуляции составляло 40 с во всех стойках и было известно испытуемому. Стабилограмму регистрировали в течение 56 с: 40 с — до стимуляции, 16 с — во время звуковой стимуляции (частота оцифровывания 50 Гц). Выполняли по 10 регистраций для каждого из трех типов сигналов — приближающихся, удаляющихся и неподвижных. Каждые 4–6 регистраций чередовали с периодами отдыха испытуемого.

Движущиеся и неподвижные (контрольные) звуковые образы имели сходные временные, амплитудные и спектральные характеристики. Приближение и удаление источников звука моделировали линейными изменениями амплитуды и частоты в последовательностях тональных импульсов, параметры которых выбраны по результатам работы [5]. Импульсы имели пологие передний и задний фронты длительностью по 2.5 мс, продолжительность импульсов, включая фронты, была 10.0 мс. Частота повторения импульсов последовательностей составляла 40 Гц. Несущая частота линейно изменялась от импульса к импульсу от 1000 до 500 Гц для модели приближения, и в том же диапазоне, но в противоположном направлении — для удаления. Линейные изменения амплитуды сигнала от начала к концу сигнала составляли 30 дБ. Контрольный сигнал представлял собой случайную последовательность 500-миллисекундных

фрагментов модельных сигналов, в которой были представлены фрагменты моделей приближения и удаления, частотный и амплитудный диапазон изменений в контрольном сигнале соответствовал диапазонам модельных сигналов. Длительность всех сигналов — тональных импульсных последовательностей — равнялась 6.5 с. Максимальный уровень всех сигналов в месте прослушивания был одинаков и равен 67 дБ УЗД. Испытуемому подавали серии, состоявшие из 40 с тишины и 7 одинаковых стимулов с интервалом 0.5 с между ними, длительностью 45 с. Всего формировали три различные серии — для моделей приближающихся, удаляющихся источников звука и для контрольных стимулов. Воспроизведение стимулов осуществляли на персональном компьютере MicroXPerts с внешней звуковой картой Creative E-MU0202. Со звуковой карты аналоговый сигнал направляли на профессиональный усилитель мощности NevaAudio SA-3004 и предъявляли испытуемому с помощью динамика Klipsch R-3800-C. Акустический контроль параметров выполняли с применением комплекта измерительной аппаратуры фирмы “Брюль и Кьер” (микрофон 41–45, предусилитель 26–39, усилитель 26–06).

Выполняли статистическую обработку показателей колебания ЦД тела в течение 40 с до звуковой стимуляции и 16 с во время нее. Записи стабилотграммы были разделены на интервалы по 8 с. Для каждого интервала были определены характеристики колебаний ЦД тела — площадь эллипса, описывающую колебания ЦД в плоскости опоры, а также вдоль сагиттальной оси оценивали длину траектории, смещение и разброс положения ЦД. Оценку групповых данных выполняли с применением парного непараметрического метода Вилкоксона в пакете программ Statistica.

При анализе показателей, характеризующих положение ЦД, были выявлены постуральные реакции при ожидании слуховой информации о движении. Среднее положение ЦД за период анализа характеризует смещение — показатель, который продемонстрировал специфические изменения вертикальной позы. Для оценки изменения этого показателя выполняли нормирование: значение смещения для первого интервала принимали за нулевое. В период ожидания происходили однонаправленные изменения показателя вне зависимости от типа стимуляции (рис. 1А). Они проявлялись в виде смещения ЦД назад, в направлении от источника звукового сигнала. Наибольшие изменения получили для приближающегося звукового образа как наиболее биологически значимого сигнала. Смещение составляло 0.9 и 2.3 см для четвертого и пятого интервалов соответственно относительно смещения ЦД в первом периоде. Показатели смещения для этих интервалов достоверно отличались от всех предыдущих ($p < 0.01$). Показатели для четвертого и пятого периодов между собой

не различались. Это свидетельствовало о влиянии ожидания на вертикальную позу в течение 16 с, предшествующих звуковой стимуляции. Для удаляющихся звуковых образов в периоде ожидания достоверные различия были получены только при сравнении пятого интервала с первым ($p < 0.05$) и в виде тенденции — со вторым ($p < 0.08$). Для контрольных стимулов выявлено различие между показателями для первого и пятого интервалов в виде тенденции ($p < 0.06$). Таким образом, смещение оказалось информативным показателем ожидания звукового сигнала о движении. Во время стимуляции изменения показателя определялись типом стимула и были аналогичны описанным ранее в работе [6].

Длина траектории ЦД изменялась сходным образом при ожидании сигнала и при его прослушивании для всех типов стимуляции (рис. 1Б). Этот показатель возрастал от первого ко второму периоду ожидания на 10–15%, а затем монотонно снижался в течение последующих периодов ожидания. Достоверные изменения были выявлены при сравнении первого периода ожидания со всеми последующими ($p < 0.05$) для всех типов стимулов, за исключением неподвижного при сопоставлении первого и пятого интервалов. При звуковой стимуляции длина траектории возрастала по сравнению с последними периодами ожидания. В шестом периоде, т.е. в начале стимуляции, возрастание показателя было достоверным по отношению к 3–5 периодам ожидания ($p < 0.03$), ко второму периоду — в виде тенденции ($p < 0.06$). Сопоставление показателя для шестого и первого периодов показало увеличение длины траектории ЦД на 10–15% при всех типах стимулов ($p < 0.05$).

Показатель “разброс” представляет собой среднеквадратичное отклонение положения ЦД в сагиттальной плоскости. Изменения этого показателя были больше выражены в случае движущихся звуковых образов, чем контрольных неподвижных (рис. 1В). Их динамика в исследуемых интервалах в значительной степени повторяла динамику длины траектории, изменения показателя по средним данным могли достигать 26%. При сравнении показателя разброса для всех типов стимулов суммарно получили различия между первым и вторым периодами ожидания, между вторым и пятым ($p < 0.04$ в обоих случаях). Сопоставление периодов стимуляции и ожидания выявило различие первого и пятого периодов с шестым ($p < 0.01$ и $p < 0.02$ соответственно). Этот показатель был индивидуально более вариабелен, чем смещение и длина траектории, и, несмотря на более выраженные его изменения, они оказались по большей части недостоверными.

Площадь эллипса характеризует часть площади опоры, в которой перемещается центр давления при стоянии. Изменения площади эллипса были аналогичны изменениям длины траектории и раз-

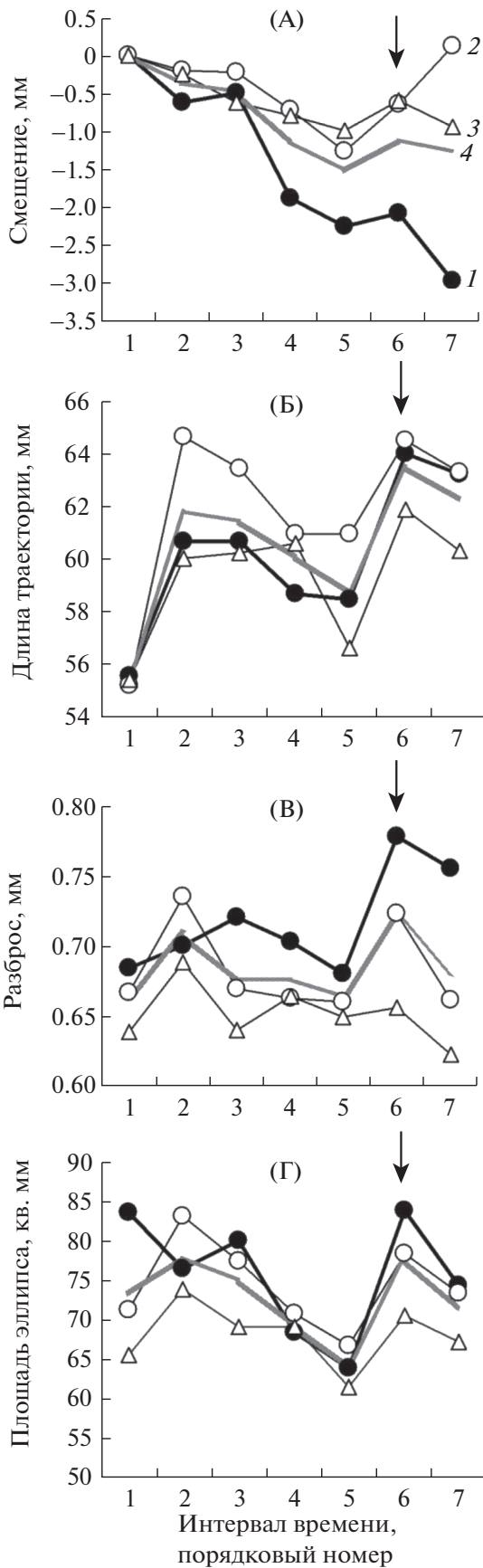


Рис. 1. Показатели, характеризующие положение центра давления, (А – смещение; Б – длина траектории; В – разброс; Г – площадь эллипса) в период ожидания звуковой информации и в начале стимуляции: 1 – приближение звукового образа, 2 – удаление звукового образа, 3 – контрольный сигнал без движения, 4 – среднее значение по 1, 2 и 3. По оси абсцисс: последовательные интервалы времени по 8 с, порядковый номер; по оси ординат: А – смещение, мм; Б – длина траектории, мм; В – разброс, мм; Г – площадь эллипса, мм². Вертикальная стрелка показывает начало периода стимуляции.

броса (рис. 1Г). Достоверные различия этого показателя были выявлены только в случае движущихся звуковых образов. В пятом интервале ожидания площадь эллипса уменьшалась на 15–18% по сравнению с первым интервалом (приближение) и со вторым (удаление) ($p < 0.01$ и $p < 0.04$ соответственно). При сравнении показателя площади эллипса для всех типов стимулов суммарно получили разницу в интервалах, предшествующих стимуляции: четвертый и пятый интервалы отличались от второго ($p < 0.04$ и $p < 0.01$, соответственно). Различия были выявлены также между четвертым и третьим интервалами ($p < 0.02$), пятым и третьим в виде тенденции ($p < 0.06$). Начало стимуляции достоверно отличалось от последнего пятого периода ожидания по этому показателю ($p < 0.01$). Таким образом, площадь эллипса уменьшалась в ожидании сигнала, а затем увеличивалась в ответ на звуковую стимуляцию.

Итак, направление смещения ЦД в сагиттальной плоскости при ожидании звукового сигнала – отклонение тела назад – было одинаковым для всех типов звуковой стимуляции и совпадало с направлением, характерным для преднастройки позы для последующего движения при шагании – смещение тела назад и к опорной ноге [7]. Вместе с тем состояние преднастройки, предшествующее движению, связано с дестабилизацией позы перед последующим шагом, тогда как в наших экспериментах остальные показатели вертикальной позы демонстрировали уменьшение колебаний тела. Постуральные изменения в наших экспериментах проявлялись в интервалах 8–16 с перед началом стимуляции, что существенно превышает временной интервал, типичный для поздней преднастройки перед движениями тела, который составляет в среднем 100–400 мс и не превышает 1500 мс [1, 7]. Наблюдаемые нами продолжительные изменения позы свидетельствовали об изменении постурального контроля в процессе ожидания звуковой стимуляции. Эти эффекты возникали для всех типов стимуляции, но в большей степени они были выражены для движущихся звуковых образов. По показателю смещения наибольшие изменения были

выявлены для биологически значимого сигнала — приближающегося звукового образа.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы статьи заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа поддержана средствами государственного бюджета по госзаданию на 2013–2020 (темы № АААА-А18-118013090245-6 и № 0134-2014-0003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бельский И.Е., Гурфинкель В.С., Пальцев Е.И. Об элементах управления произвольными движениями. Биофизика. 12 (1): 135–141. 1967. [*Belenky I.E., Gurfinkel V.S., Paltsev E.I.* Ob elementah upravleniya proizvol'nymi dvizheniyami [About elements of control of arbitrary movements]. *Biophysics*. 12 (1): 135–141. 1967 (in Russ)].
2. Breniere Y., Do M.C. Control of gait initiation. *J. Mot. Behav.* 23 (4): 235–240. 1991.
3. Gurfinkel V.S., Levik Yu.S., Popov K.E., Smetanin B.N., Shlikov Y. Body scheme in the control of postural activity. In: *Gurfinkel V.S., Ioffe M.E., Massion J., Roll J.-P.* (Eds.). *Stance and Motion: Facts and Concepts*. Plenum Press. New York. 1988.
4. Kazennikov O., Solopova I., Talis V., Ioffe M. Anticipatory postural adjustment: the role of motor cortex in the natural and learned bimanual unloading. *Exp. Brain Res.* 186 (2): 215–223. 2008.
5. Вартамян И.А., Андреева И.Г., Мазинг А.Ю., Маркович А.М. Моделирование фронтального приближения и удаления звукового источника. Авиакосмическая и экологическая медицина. 33 (5): 36–40. 1999. [*Vartanian I.A., Andreeva I.G., Mazing A.Iu., Markovich A.M.* Modeling the frontal closing and departure of sound source. *Aviakosm Ekolog Med.* 33 (5): 36–40. 1999 (in Russ)].
6. Andreeva I.G., Bobrova E.V., Antifeev I.E., Gvozdeva A.P. Aftereffects of Approaching and Receding Sound Sources on Postural Responses in Humans. *Neurosci. and Behav. Physiol.* 48 (1): 45–53. 2018.
7. Watanabe T., Saito K., Ishida K., Tanabe S., Nojima I. Auditory stimulus has a larger effect on anticipatory postural adjustments in older than young adults during choice step reaction. *Eur. J. Appl. Physiol.* 117 (12): 2409–2423. 2017.

ANTICIPATORY POSTURAL ADJUSTMENTS FOR AUDITORY MOTION INFORMATION

O. P. Timofeeva^a, A. P. Gvozdeva^a, E. V. Bobrova^b, and I. G. Andreeva^{a,#}

^a *Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

^b *Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

[#]*e-mail: ig-andreeva@mail.ru*